Tome 36, n° 5. — Mai 1929.

Communication faite
a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse,
tenue a Genève les 16 et 17 mars 1929.

L'origine des espèces et le mutationnisme[1]

par

L. CUÉNOT

Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy.

La question de l'espèce, comme beaucoup d'autres, a notablement changé d'aspect depuis l'avènement du mendélisme; sans avoir la prétention de dire des choses très nouvelles, peut-être n'est-il pas inutile de l'exposer telle qu'elle se présente aujourd'hui.

A en juger par l'usage courant du terme par les chasseurs, les pêcheurs, les naturalistes, quelqu'un d'étranger aux sciences biologiques ne peut manquer de croire que l'espèce est une entité solide, dont il est aisé de préciser le sens et les limites; on a pensé pendant longtemps, en effet, et encore aujourd'hui, que l'es pèce peut être définie: *collection d'individus assez semblables entre euxpour qu'il soit raisonnable de les croire descendus d'un couple ou d'un ancêtre commun, féconds entre eux et à produits indéfiniment féconds, et infertiles avec les espèces voisines*, ce qui assure la perpétuité et la fixité de la collection.

Cette définition ne peut naturellement pas s'appliquer, en ce qui concerne l'isolement sexuel, aux exemplaires morts que l'on a le plus souvent à déterminer, mais il était admis que l'existence d'intermédiaires, observée dans la nature, permettait d'affirmer l'interfécondité entre deux formes: ainsi les deux Corneilles d'Europe *(Corvus corone* et *cornix)*, dans leur aire commune de distribution dans l'Europe centrale, présentent d'incontestables hybrides; elles doivent donc, par définition, former une espèce unique, en dépit de leurs différences morphologiques. Mais, à mesure que s'accumulèrent de nouveaux documents, surtout expérimentaux,

[1] Résumé de la conférence faite à la Société zoologique suisse dans la séance du 16 mars 1929.

de graves difficultés apparurent: 1° il y a souvent absence de parallélisme entre les différences morphologiques et les sexuelles (le Poirier et le Pommier, intimement alliés, sont tout à fait interstériles, tandis que des formes très différentes sont interfécondes, comme les Mufliers étudiés par BAUR, *Salix viminalis* et *caprea*, les Canidés du globe); 2° ce qui est plus grave encore, c'est qu'il y a *tous les intermédiaires possibles* entre l'interstérilité absolue et l'interfécondité totale, de sorte qu'il est impossible de tracer une limite. Devant ce complet arbitraire, il faut oublier la vieille définition et rebâtir à neuf.

Or, il y a une unité certaine et rigoureusement définissable, que le mendélisme nous a appris à connaître : c'est l'individu (ou le groupe d'individus) homozygote, dont la descendance est parfaitement homogène *(lignée pure* ou *espèce-unité)* ; dans la nature, l'espèce-unité est représentée par les petites espèces, espèces élémentaires ou jordaniennes, plus brièvement les *jordanons*, dont le type est fourni par les 200 formes auto-fécondables, stables et reconnaissables, que A. JORDAN a définies en étudiant la petite Crucifère appelée par LINNÉ *Draba verna*. Le problème est donc simple dans le cas de la plante auto-fécondée du type *Draba* et *Chelidonium*, où l'espèce, la lignée pure, le jordanon et le mutant sont une seule et même chose; il est un peu plus complexe chez les animaux où la fécondation n'est réalisée que par le rapprochement de deux individus.

Dans un jardin où vit une population d'*Helix* dont les individus sont très variés d'aspect, il apparaît nettement que la population est constituée par un certain nombre de jordanons, croisés entre eux dans tous les sens, de telle sorte que presque tous les exemplaires sont hétérozygotes; le tout constitue une *espèce collective* ou *linneon*; d'autres colonies, fondées par des jordanons autres, pourront être un peu différentes. Il est évident, sans même avoir recours à des essais de croisements, que l'espèce collective *Helix (Cepaea) nemoralis* est isolée, tant par son habitat que par l'absence d'accouplement, d'une autre espèce collective très voisine, *Cepaea hortensis*, dont elle diffère par de petits traits morphologiques, notamment par la coloration du bord libre du péristome. La tendance de beaucoup de taxinomistes est d'appliquer cette idée très claire de l'espèce collective, qui est évidente dans le cas des populations hétérogènes, au cas des formes alliées mais isolées géographiquement, qu'ils considèrent arbitrairement comme des sous-espèces groupées autour

d'un type central; par exemple la Souris des maisons *(Mus musculus)* est considérée comme le chef de file d'un nombre considérable de sous-espèces dans toutes les régions du globe. Il est aisé de voir que ce concept est tout à fait imaginaire: il y a déjà deux jordanons au moins dans ce que tout le monde appelle une Souris: la Souris grise des maisons, et la Souris des jardins et des champs *(Mus hortulanus)*; il est probable qu'elles sont fécondes entre elles, mais elles sont cependant isolées, puisqu'on a pu les reconnaître; qui prouve que notre Souris des maisons est la forme ancestrale ou nodale dont les autres sont dérivées ? Pourquoi séparer de cette espèce collective le *Mus Wagneri*, du sud-est de la Russie et de l'Asie centrale, qui vit aussi dans les maisons, et qui est féconde avec notre Souris ? On échapperait à l'instabilité perpétuelle et aux incertitudes en donnant un nom particulier (binominal) à tout ce qui est isolé, reconnaissable à des caractères propres, morphologiques ou physiologiques, et homogène *(jordanon)*, et en réservant le terme d'espèce collective *(linneon)* aux populations évidemment hétérogènes du type *Cepaea*; rien n'empêcherait du reste l'auteur d'un catalogue de ranger dans un même *clan*, autour de l'espèce la plus connue, celles qui lui paraissent affines, ce groupement n'étant fait que pour la commodité et à titre d'hypothèse de filiation. On ne conserverait la lourde nomenclature trinominale que pour les jordanons inclus avec certitude dans les linneons hétérogènes; à la grande rigueur, on pourrait l'utiliser encore pour les colonies isolées qui se rattachent à une espèce collective par presque tous leurs caractères sauf un (par exemple colonie *fuscolabris* d'*Helix hortensis*).

* * *

Le problème de l'origine des espèces est celui de l'origine du jordanon isolé; Darwin n'en parle pour ainsi dire pas, en dépit du titre de son livre célèbre; personne (sauf Lotsy, et encore d'une façon partielle) n'a donné une théorie solide de la formation naturelle d'un type nouveau. Aussi n'est-ce pas sans quelque raison que les antitransformistes ont fait remarquer qu'en somme on n'avait jamais vu se développer une espèce nouvelle authentique; Bateson, non sans humour, a fait une objection analogue: « ... s'il paraît facile d'imaginer comment l'évolution a procédé de l'Amibe à l'Homme, nous ne pouvons même pas formuler une conjecture plausible au

sujet de l'origine des *Veronica agrestis* et *polita*, soit que l'une provienne de l'autre. soit que ces deux espèces aient eu un ancêtre commun. »

Nous savons que les différences morphologiques entre les linneons, grâce auxquelles on les reconnaît, sont de l'ordre des mutations; le croisement entre espèces fécondes le montre nettement : la première génération est en général plus ou moins intermédiaire entre les parents, sauf quelques caractères oppositifs dominants, tandis que la seconde génération est extrêmement polymorphe (*affolement*, comme disent les horticulteurs), ce que l'on peut raisonnablement interpréter comme le résultat de la disjonction de facteurs multiples et de leurs recombinaisons libres en tous sens. Il paraît bien aussi que l'interstérilité est en rapport avec des facteurs génétiques: les appareils chromosomiens des deux linneons sont devenus trop différents pour se prêter à une collaboration, et les mécanismes délicats des divisions de réduction sont irrémédiablement troublés. Il semble donc qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre le croisement d'un mutant avec sa souche, ou celui d'un linneon avec un autre linneon. Je ne crois pas du tout à des facteurs mystérieux de « spéciation », agissant en dehors et en surplus des facteurs génétiques.

Cependant on ne comprend guère qu'une mutation, en fait d'apparition assez rare, puisse être, surtout chez les formes à deux sexes, fondatrice d'espèce: le mutant se croise infailliblement avec le type non varié. qui devient hétérozygote (*Nemeophila plantaginis*, *Adalia bipunctata*, etc.); comment des mutants mâles et femelles, s'il y en a, arriveraient-ils à se rejoindre. et ce hasard inouï étant admis, comment leurs descendants s'isoleraient-ils de la souche ? Je crois effectivement que la mutation morphologique, *à elle seule*, n'est presque jamais fondatrice d'espèce. La solution est ailleurs: sans prétendre épuiser le sujet, j'envisagerai quatre cas:

I. Le jordanon ou espèce élémentaire se fonde et s'isole par une simple mutation, dans le cas des plantes auto-fécondables. Exemple: *Chelidonium laciniatum*, apparu en 1590 dans un jardin d'Heidelberg, où il était sorti de *Ch. majus*; depuis sa naissance, ce jordanon vit et se resème, à côté de *majus*, et a été même plusieurs fois rencontré à l'état sauvage.

II. Le mutant peut se *substituer* à la forme originelle, la faire disparaître au moins localement et constituer ainsi, avec le temps,

un jordanon autonome. On a vu, dans plusieurs localités de Savoie et des Shetland, la *Gentiana campestris* blanche remplacer ainsi la Gentiane pourpre; les mutations noires de la Phalène du Bouleau *(Biston betularia)* remplaçent totalement leur ancêtre blanc dans plusieurs localités d'Angleterre et d'Europe centrale. Quant au mécanisme du remplacement, on a bien entendu invoqué la sélection naturelle; mais cette explication, bonne sans doute dans le cas des Européens blonds à yeux bleus qui sont supplantés dans les régions tropicales par les bruns aux yeux noirs, ne tient pas dans les cas de la Gentiane et de la Phalène qui occupaient la place depuis des centaines d'années. Il est vraisemblable qu'entre en jeu un autre facteur, celui de la reproductivité ou de la fécondité différentielle; par suite des répartitions de perte, sans lutte ni concurrence, une forme plus féconde remplace automatiquement sa parente qui l'est moins.

III. La mutation est simplement physiologique ou psychique, sans aucun retentissement morphologique; elle passe donc inaperçue; c'est une *mutation d'isolement* ou de *ségrégation*, qui sépare automatiquement de la souche les mutants mâles et femelles, par suite d'une affinité différente pour une certaine condition de milieu, température, humidité, salinité, etc., ou pour une plante nourricière nouvelle. Une image grossière de ce qui peut se passer nous est donnée par les « Indiens blancs » des montagnes du Darien : albinos à yeux rouges, chassés par leurs tribus, qui se sont agrégés en une peuplade de quelques centaines d'individus. Des membres d'une même espèce peuvent différer profondément par leurs besoins physiologiques, comme les *Culex pipiens* zoophiles qui ne piquent pas l'Homme, et les anthropophiles qui le recherchent, comme le Tigre de l'Inde, habitant la jungle brûlante,et le Tigre de Mandchourie qui fuit la chaleur.

Sans doute, la plus importante des mutations d'isolement est celle qui porte sur l'appareil génital, avançant ou retardant l'époque de ponte. On connaît en effet un grand nombre d'*espèces jumelles* qui, tout en présentant une très grande ou même une parfaite similitude morphologique, sont absolument séparées, autant que si elles étaient interstériles, par un décalage de l'époque d'accouplement et de ponte : il y a deux Grenouilles vertes dont l'une (en Allemagne centrale) pond au mois de juin, l'autre *(Rana ridibunda*, un peu plus grande) du 1er au 20 mai. La Seiche commune *(Sepia officinalis)* de

la Manche, de la mer du Nord et de l'Atlantique comprend deux formes saisonnières: l'une dont la ponte de gros œufs noirs, accrochés aux lanières de Zostères, a lieu en été, l'animal passant l'automne et l'hiver dans les grands fonds océaniques; l'autre, au contraire, pond en hiver (la ponte est inconnue) dans les grands fonds et émigre vers le littoral, avec des organes génitaux vidés, en juillet-septembre, pour retourner à l'Océan en octobre-novembre, ce voyage inutile étant sans doute le souvenir de la migration pour pondre qu'effectuaient jadis ses ancêtres. Un petit Calmar atlantique *(Alloteuthis subulata)* présente aussi deux formes saisonnières comme celles de la Seiche, qui pondent dans les eaux littorales à deux époques différentes. Enfin, on peut ranger parmi les espèces jumelles les couples de Corégones des grands lacs *(hiemalis-fera* du Léman, *lavaretus-bezola* du lac du Bourget), dont l'un pond aux bords du lac au début de l'hiver, l'autre sur le fond un ou deux mois après. Il est inutile de dire que ces formes sont en complète amixie par suite du décalage de la maturation des produits sexuels.

IV. Je citerai encore, pour mémoire, la formation d'*espèces géminées* par un accident géographique: morcellement en îles d'un continent, surrection d'un isthme qui coupe en deux une faune marine continue, etc. Les faunes marines à l'est et à l'ouest de l'isthme de Panama, isolées depuis le pliocène, comptent plus de cent paires d'espèces géminées, à peine séparables, notamment chez les Poissons, les Oursins, qui évidemment étaient autrefois identiques lorsque l'Océan était continu. Les Lézards des îles méditerranéennes, les Tortues des Galapagos, les *Partula* des îles polynésiennes, constituent maintenant des jordanons plus ou moins différents, alors qu'ils descendent assurément de types homogènes.

* * *

Après cet exposé incomplet (j'ai laissé de côté la formation d'espèces par polyploïdie), on comprendra peut-être un peu mieux pourquoi on ne peut pas voir se former une « bonne espèce nouvelle ». La phase essentielle et décisive, celle qui aboutit à l'isolement, se passe dans l'ombre; mais une fois un groupe isolé, toutes sortes de facteurs peuvent agir pour le transformer: il subit les influences du milieu qui modifient son aspect (plantes de plaine transportées dans les montagnes); il est possible qu'il présente des mutations

qui ne se produiront pas dans l'espèce-mère. Il faudra peut-être de nombreuses années pour qu'il acquière des caractères morphologiques différentiels, voire l'incompatibilité sexuelle avec ses alliés, qui en feront une unité complètement autonome. L'Homme, durant sa courte vie, n'a aucune chance d'assister au commencement et à la fin du phénomène d'édification d'un type spécifique, mais tous les stades se présentent abondamment à lui dans la nature, et il ne peut rester aucun doute sur l'ordre de leur succession.